

ASOCIACION DE ESPECIES AL COJIN *AZORELLA TRIFURCATA*
(GAERTN.) HOOK. (APIACEAE) EN LA ZONA ANDINA DE CHILE
CENTRAL (37°S)

SPECIES ASSOCIATION WITH THE CUSHION AZORELLA TRIFURCATA
(GAERTN.) HOOK. (APIACEAE) IN THE HIGH ANDES OF CENTRAL CHILE
(37°S)

Marco A. Molina-Montenegro*, Cristián Torres*, María J. PARRA* y Lohengrin Cavieres*

RESUMEN

Se ha propuesto que en climas tan estresantes como las zonas árticas y alpinas, pequeñas variaciones microtopográficas que generen condiciones microclimáticas menos rigurosas que su entorno proporcionarían sitios adecuados para el reclutamiento de plántulas. Las plantas en cojín modifican el patrón de velocidad del viento, temperatura y disponibilidad de agua. Estas modificaciones podrían significar que las plantas en cojín actúen como plantas nodrizas y por lo tanto debieran encontrarse más especies creciendo asociadas a plantas en cojín que fuera de ellas. En este trabajo documentamos el grado de asociación a cojines de *Azorella trifurcata* que presentan las especies que crecen a 1400 m s.n.m. en el sector Laguna del Laja Andes de Chile central (37° S). 22 especies de plantas se registraron creciendo sobre *A. trifurcata*. A pesar de que en promedio se encontraron más especies creciendo sobre el cojín que fuera de él, sólo algunos taxa (19%) fueron más frecuentes sobre cojines que fuera de ellos, sugiriendo que el efecto nodriza de los cojines es un fenómeno especie dependiente.

PALABRAS CLAVES: Cojines, facilitación, efecto nodriza, interacciones positivas y Andes.

INTRODUCCION

Los ambientes de alta montaña son altamente estresantes para las plantas (Billings & Mooney 1968; Billings 1974; Bliss 1971, 1985).

*Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción, Chile. E-mail: luc_montagnier@hotmail.com

ABSTRACT

It has been proposed that in the harsh alpine and arctic climate zones, small microtopographic variations that ameliorate the physical environment could act as safe sites for seedling recruitment. Cushion plants can modify wind pattern, air temperature and water availability. Such modifications imply that cushion plants could act as nurse-plants facilitating the recruitment of other species in the community. In this study we report the association of species with the cushion *Azorella trifurcata* at 1400 masl in Laguna del Laja, Andes of central Chile (37°S). A total of 22 plant species were found growing inside cushions. Despite the fact that number of species growing within cushions was higher than species growing outside, only few species (19%) were found more frequently within the cushions, suggesting that cushion's nurse effect is a specie-dependent phenomena.

KEYWORDS: Cushion plants, facilitation, nurse effect, positive interactions, alpine.

Las bajas temperaturas del aire y del suelo, los fuertes vientos, la inestabilidad del sustrato, la escasez de nutrientes y la corta duración del período favorable para el crecimiento de las plantas son las principales características de estos hábitats (Körner 1999, 2000). Se ha propuesto que en estos ambientes, pequeñas variaciones microtopográficas que generen condiciones microclimáticas menos rigurosas que su entor-

no, proporcionarían sitios adecuados para la germinación de semillas y el establecimiento de plántulas (Billings 1972; Callaghan & Emanuelson 1985; Callaghan 1987).

Las plantas en cojín constituyen una de las formas de vida mejor adaptadas a las extremas condiciones de las zonas de alta montaña (Armesto *et al.* 1980; Alliende & Hoffmann 1985; Pysek & Lyska 1991). La gran mayoría de las plantas que crecen en forma de cojín son caméfitas o hemicriptófitas, caracterizadas por una alta densidad de ramas y hojas, y la formación de internodos muy cortos que modelan la generación de organismos de baja estatura y muy compactos (Gibson & Kirkpatrick 1985). Esta particular arquitectura afecta significativamente las condiciones microclimáticas que se generan sobre y bajo el cojín (Körner & DeMoraes 1979; Körner & Cochrane 1982; Nobel 1988; Körner 1999). Por ejemplo, se han registrado disminuciones de hasta un 98% de la velocidad del viento al interior de plantas en cojín (Hagger & Faggi 1990), lo que permite a los cojines disminuir su pérdida de calor por convección, produciendo que la temperatura del aire en la superficie del cojín sea mayor que en el ambiente que los rodea (Schulze 1982; Körner & Larcher 1988). Por otro lado, la disminución del viento evita su efecto desecante, disminuyendo la evapotranspiración permitiendo la mantención de una mayor humedad al interior del cojín (Pysek & Lyska 1991; Cavieres *et al.* 1998). El efecto combinado de los procesos anteriormente descritos facilitan a su vez otros procesos como la formación de humus (Covarrubias & Contreras 1980) y el reciclaje de algunos nutrientes (Ruthsatz 1978).

Considerando que las plantas en cojín ofrecen condiciones microclimáticas más favorables para el establecimiento de plántulas de otras especies que el ambiente que las rodea, éstas podrían actuar como nodrizas, favoreciendo así la regeneración en las zonas de alta montaña. De acuerdo con lo anterior, sería esperable que en áreas equivalentes debiera existir un mayor número de especies creciendo sobre cojines que fuera de ellos. Callaway (1998) ha sugerido que cuando el efecto nodriza está mediado por una facilitación en el establecimiento de otras especies a través de una modificación microclimática, entonces el

efecto nodriza debiera afectar por igual a todas las especies de la comunidad, y por lo tanto no sería un fenómeno especie dependiente. En el presente estudio someteremos a prueba estas hipótesis comparando el número de especies que crecen sobre y fuera de cojines de *Azorella trifurcata* (Gaertn.) Hook. en los Andes de Chile central a los 37°S, determinando a su vez si el efecto nodriza esperado es un fenómeno generalizado o especie dependiente.

SITIO DE ESTUDIO

Este estudio se realizó a 1400 m.s.n.m. en los Andes de Chile central-sur, en el sector de Los Barros, Laguna del Laja (37°27'51''S; 71°18'59''W) a aproximadamente 22 km al este de Antuco (Fig. 1). En general el clima de Chile central es del tipo mediterráneo (di Castri & Hajek 1976) con una marcada estacionalidad tanto en las temperaturas como en las precipitaciones. Dentro de la zona de clima mediterráneo hacia las altas cumbres de los Andes se desarrolla un clima de alta montaña. Las precipitaciones alcanzan los 2390 mm anuales, concentrándose durante los meses de invierno en forma de nieve con casi el 50% del total anual (Almeyda & Sáez 1958). El régimen térmico se caracteriza por temperaturas que varían, en promedio, entre una máxima de enero de 21,3° C y una mínima de julio de 0,7° C. El período libre de heladas es de 38 días con un promedio de 97 heladas por año (Almeyda & Sáez 1958). Dada su posición de valle cordillerano alto, el invierno es muy frío, con régimen severo de heladas. Por ocupar una posición de valle encerrado, el sitio muestra una marcada sombra de lluvias, que lo hace más seco que su entorno (Santibáñez & Uribe 1990).

No existen estudios vegetacionales en la cuenca de la Laguna del Laja, sin embargo, según Gajardo (1993) en ella existe una comunidad de arbustos bajos, generalmente pulvinados, cuyas especies representativas son: *Berberis empetrifolia* y *Caltha appendiculata*, las que son acompañadas generalmente por *Cardamine glacialis*, *Ourisia racemosa*, *Ranunculus peduncularis* y *Senecio fistulosus*.

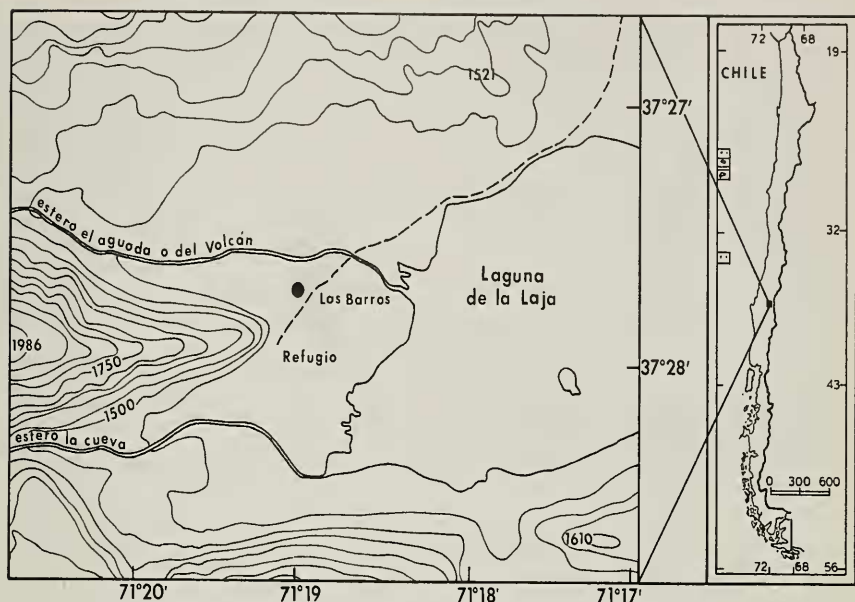


FIGURA 1. Mapa del área de estudio.

FIGURE 1. Map of the study area.

METODOLOGIA

Para registrar el número de especies presentes dentro y fuera de *Azorella trifurcata* se utilizaron aros metálicos de 5 tamaños diferentes (10, 20, 30, 40 y 50 cm de diámetro). Sobre cada cojín seleccionado al azar se dispuso un aro de tamaño similar a éste y se registraron las especies presentes dentro del área demarcada por dicho aro. Posteriormente, el aro metálico se ubicó al azar sobre el suelo fuera del cojín, registrándose las especies encontradas dentro del aro. Este procedimiento se replicó 10 veces para cada clase de tamaño de aro. Estos datos fueron analizados con un ANCOVA, donde la posición dentro o fuera del cojín fue el factor, el número de especies, la variable respuesta y el tamaño del área de muestreo como covariable.

Con el propósito de determinar si alguna de las especies se distribuye preferentemente

dentro o fuera de los cojines, se realizó una prueba de proporciones (Kanji 1993). Para esto se comparó estadísticamente la frecuencia con que una especie fue encontrada dentro de los cojines y la frecuencia con que fue encontrada fuera. En este caso la hipótesis nula es que si las especies se distribuyen aleatoriamente en los dos ambientes en cuestión, deberían encontrarse con la misma frecuencia tanto dentro como fuera de los cojines.

RESULTADOS

Se registraron un total de 27 especies de plantas, de las cuales 22 se encontraron creciendo sobre los cojines y 23 fuera. El número promedio de especies (\pm D.E.) que crece sobre los cojines fue de $3,75 \pm 2,34$, mientras que el promedio de especies encontradas fuera fue de $1,38 \pm 1,58$ (Fig. 2).

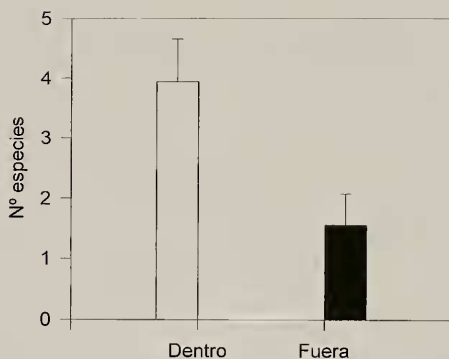


FIGURA 2. Número de especies (± 2 E.E.) creciendo sobre y fuera del cojín de *Azorella trifurcata*, a 1400 ms.n.m., en el sector Los Barros, Laguna del Laja, Chile (37°S).

FIGURE 2. Number of species (± 2 S.E.) growing within and outside *Azorella trifurcata* cushions at 1400 masl, in Los Barros, Laguna del Laja, Chile (37°S).

Esta diferencia fue altamente significativa (Tabla 1), con una covarianza también significativa entre el

número de especies registradas tanto dentro como fuera de los cojines en función del área muestreada (Fig. 3).

TABLE 1. Tabla ANCOVA para el efecto de la posición dentro o fuera del cojín, y el área de éste sobre el número de especies encontradas.

TABLE 1. ANCOVA table for the effect of position within or outside cushions and sampling area on the number of species.

| FUENTE DE VARIACION | SUMA DE CUADRADOS | GRADOS DE LIBERTAD | CUADRADOS MEDIOS | F-RATIO | P |
|---------------------|-------------------|--------------------|------------------|---------|----------|
| Posición | 145,5 | 1 | 145,5 | 75,4 | <<0,0001 |
| Área muestreo | 213,2 | 1 | 213,2 | 110,5 | <<0,0001 |
| Error | 194,9 | 101 | 1,9 | | |

Cinco especies presentaron diferencias significativas en las frecuencias con que fueron encontradas en los dos ambientes analizados (*Taraxacum officinale*, *Poa* sp., *Epilobium nivale*, *Arenaria serpens* y *Haplopappus diplopappus*), encontrándose significativamente con mayor frecuencia sobre los cojines (Tabla 2). Otras tres especies (*Agrostis serranoi*, *Hypochaeris*

clarionoides y *Gaultheria pumila*) también fueron más frecuentes dentro de los cojines que fuera de ellos, aunque las diferencias no fueron significativas (Tabla 2). No se encontraron especies que fueran significativamente más frecuentes fuera del cojín, aunque *Rumex acetocella* mostró una tendencia en tal sentido (Tabla 2).

TABLA 2. Frecuencia con que se encontró las especies en 2 diferentes ambientes. DENTRO significa que las especies están dentro del cojín y FUERA significa que las especies están creciendo fuera del cojín. Z es el valor de la prueba de igualdad de proporciones, el valor crítico es $Z = 1.96$ ($\alpha = 0.05$).

TABLE 2. Frequency at wich species were found in 2 different habitats. DENTRO means species growing within cushions and FUERA means species growing outside cushions. Z in the value of proportion test; critical value of $Z=1.96$ ($\alpha = 0.05$).

| ESPECIE | DENTRO | FUERA | Z |
|-----------------------------------|--------|-------|--------|
| <i>Acaena pinnatifida</i> | 8 | 4 | 0,780 |
| <i>Trifolium dubium</i> | 11 | 7 | 0,645 |
| <i>Rumex acetosella</i> | 9 | 14 | -0,722 |
| <i>Taraxacum officinale</i> | 26 | 7 | 2,344* |
| <i>Poa</i> sp. 1 | 25 | 3 | 2,912* |
| <i>Plantago lanceolata</i> | 4 | 1 | 0,892 |
| <i>Chaetanthera lycopodioides</i> | 0 | 1 | -0,659 |
| <i>Geranium sessiliflorum</i> | 2 | 1 | 0,382 |
| <i>Juncus imbricatus</i> | 3 | 6 | -0,671 |
| <i>Agrostis serranoi</i> | 6 | 1 | 1,263 |
| <i>Epilobium nivale</i> | 10 | 0 | 2,126* |
| <i>Trifolium repens</i> | 5 | 1 | 1,089 |
| <i>Arenaria serpens</i> | 15 | 0 | 2,633* |
| <i>Poa</i> sp. 2 | 0 | 1 | -0,659 |
| <i>Hypochaeris clarionoides</i> | 7 | 1 | 1,422 |
| <i>Juncus stipulatus</i> | 3 | 1 | 0,664 |
| <i>Juncus bufonius</i> | 4 | 2 | 0,544 |
| <i>Berberis empetrifolia</i> | 2 | 1 | 0,382 |
| <i>Hypochaeris radicata</i> | 3 | 0 | 1,147 |
| <i>Haplopappus diplopappus</i> | 13 | 1 | 2,176* |
| <i>Erigeron andicola</i> | 4 | 2 | 0,544 |
| <i>Plagiobothrys mysosotoides</i> | 11 | 6 | 0,828 |
| <i>Spergularia rubra</i> | 1 | 0 | 0,660 |
| <i>Cyperus reflexus</i> | 0 | 1 | -0,660 |
| <i>Gaultheria pumila</i> | 8 | 2 | 1,276 |
| <i>Heliotropium geissei</i> | 0 | 1 | -0,660 |
| <i>Viola subandina</i> | 0 | 1 | -0,660 |

* = Diferencia significativa $P < 0,05$.

DISCUSION

La presencia de especies creciendo sobre plantas en cojín ha sido descrita con anterioridad en varias zonas de alta montaña (Griggs 1965; Lough *et al.* 1987; Pysek & Lyska 1991; Moen 1993). En Chile, este fenómeno ha sido descrito por Alliende & Hoffmann (1985) y Cavieres *et al.* (1998), quienes documentaron la presencia de 42 y 40 especies respectivamente, creciendo sobre cojines de *Laretia acutulis* en la zona andina a los 33°S de latitud. De acuerdo a nuestros resultados, un total de 22 especies de plantas crecen sobre cojines de *Azorella trifurcata*.

El hecho de que se hayan registrado diferencias significativas entre el número de especies que crecen sobre y fuera de cojines sugiere

que existe un efecto nodriza por parte de *Azorella trifurcata*. Esto también se puede observar en la variación del número de especies dentro y fuera de cojines con el área muestreada (Fig. 3), donde se aprecia que independientemente del área, siempre se encontraron más especies dentro de los cojines que fuera de ellos. Estos resultados sugieren que los cojines de *A. trifurcata* producen alguna modificación microclimática que favorece el establecimiento de especies.

La zona de los Andes mediterráneos se caracteriza por altas temperaturas y escasas precipitaciones durante el verano (Di Castri & Hajek 1976). La prolongada sequía estival, que afecta a la zona de los Andes mediterráneos provoca un fuerte estrés hídrico en las plantas, afectando negativamente aquellas plantas que no tienen una

de algunas especies que requieren condiciones para un rápido crecimiento, como es el caso de especies anuales (*Chaetanthera lycopodiodes*, *Viola subandina*, *Heliotropium geisei*, etc.) y gramíneas (*Poa* sp. 2). Esto produciría que estas especies no puedan crecer asociadas a los cojines.

Los ambientes de clima frío no se caracterizan por una sucesión vegetacional clásica con reemplazo de especies y cambio direccional. De acuerdo a Connell & Slatyer (1977), el proceso sucesional en las zonas de alta montaña se asemejaría al modelo de "facilitación". Según este modelo, existiría un grupo de especies pioneras capaces de colonizar un sitio particularmente inhóspito para el establecimiento de otras especies. La presencia de las especies pioneras genera nuevas condiciones microclimáticas o edáficas que "facilitan" el establecimiento de otras especies, sucesionalmente más tardías. No existen evidencias de que *A. trifurcata* pueda considerarse como una especie pionera, sin embargo, una vez establecida facilita el reclutamiento de otras especies. Aunque algunos autores no creen que el modelo de facilitación efectivamente opere en estos sistemas (ver Chapin *et al.* 1984; Walker & Chapin 1986), sí es importante recalcar que las interacciones positivas, como el efecto nodriza, podrían ser beneficiosas para el proceso sucesional en la vegetación de montañas (Callaghan & Emanuelsson 1985; Greenlee & Callaway 1996). Svoboda & Henry (1987) han propuesto que en los ambientes árticos y alpinos, mientras más riguroso es el ambiente la sucesión cambia de un reemplazo de especies al simple establecimiento y sobrevivencia de los individuos de cualquier especie que sea capaz de colonizar dicho ambiente, no considerando la posibilidad que se establezcan interacciones entre especies que puedan afectar negativa o positivamente la sobrevivencia de individuos. La presencia de especies nodrizas que facilitan la sobrevivencia de individuos de algunas especies podría ser clave en el proceso sucesional de estos ambientes.

AGRADECIMIENTOS

Al Sr. Pedro Arias por su colaboración en las figuras. A Maritza Mihoc, Max Quezada, Oscar Matthei y Marcelo Baeza por su colaboración en la identificación de las especies. A Claudia Hernández

por su valiosa ayuda en terreno. Estudio financiado por el proyecto Fondecyt 1000364 y P99-103 F ICM - Center for Advances Studies in Ecology and Research in Biodiversity.

BIBLIOGRAFIA

- ALLIENDE, M.C. & A.J. HOFFMANN. 1985. Plants intruding *Laretia acaulis* (Umbelliferae), a high andean cushion plant. *Vegetatio* 60: 151-156.
- ALMEYDA, E. & F. SÁEZ. 1958. Recopilación de datos climáticos de Chile. Ministerio de Agricultura, Dirección General de Producción Agraria y Pesquera. Departamento Técnico Interamericano de Cooperación Agrícola. Proyecto 14: Investigaciones Económicas Agrícolas.
- ARMESTO, J.J., M.T.K. ARROYO & C. VILLAGRÁN. 1980. Altitudinal distribution, cover and size structure of umbelliferous cushion plants in the high Andes of Central Chile. *Acta Oecol. Oecologia Generalis*, 1: 327-332.
- BILLINGS, W.D. 1972. Arctic and alpine vegetation: plants adaptations to cold summer climates. In: IVES, J.D. & R.G. BARRY (Eds.), *Arctic and Alpine Environments*. Methuen, London, pp. 403-443.
- BILLINGS, W.D. 1974. Adaptations and origins of alpine plants. *Arctic Alpine Res.* 6: 129-142.
- BILLINGS, W.D. & H. MOONEY. 1968. The ecology of arctic and alpine plants. *Biol. Rev.* 43: 481-520.
- BLISS, L.C. 1971. Arctic and alpine plant life cycle. *Annual Rev. Ecol. Syst.* 2: 405-438.
- BLISS, L.C. 1985. Alpine. In: BILLINGS, W.D. & H.A. MOONEY (Eds.), *Terrestrial Ecology of North American Plant Terrestrial Communities*: 41-65. Chapman & Hall, New York.
- CALLAGHAN, T.V. 1987. Plant population processes in arctic and boreal regions. In: SONESSON, M. (Ed.), *Research in Arctic Life and Earth Sciences: Present Knowledge and Future Perspectives*. Ecological Bulletins 38: 58-68.
- CALLAGHAN, T.V. & U. EMANUELSSON. 1985. Population structure and processes of tundra plants and vegetation. In: WHITE, J. (Ed.), *The Population Structure of Vegetation*. Dordrecht, Junk, pp. 399-439.
- CALLAWAY, R.M. 1998. Are positive interactions species-specific? *Oikos* 82: 202-207.
- CAVIERES, L.A., A. PEÑALOZA, C. PAPIĆ & M. TAMBUTTI. 1998. Efecto nodriza del cojín *Laretia acaulis* (Umbelliferae) en la zona alto-andina de Chile central. *Revista Chilena Hist. Nat.* 71: 337-347.
- CHAPIN III, S.T., L.R. WALKWER, C.L. FASTIE & L.C. SHARMAN. 1984. Mechanisms of primary succession following deglaciation at Blacrier Bay, Alaska. *Ecology* 64: 149-175.
- CHAMBERS, J.C., J.A. MACHAHON & R.W. BROWN. 1990. Alpine seedling establishment: the influence of disturbance type. *Ecology* 71: 1323-1341.
- CONNEL, J.H. & R.O. SLATYER. 1977. Mechanisms of suc-

- cession in natural communities and their role in community stability and organization. *Amer. Naturalist*. 111: 1119-1144.
- COVARRUBIAS, R. & C. CONTRERAS. 1980. Fenología de microartrópodos asociados a *Laretia acaulis*. *Arch. Biol. Med. Exp.* 13: 58
- DI CASTRI, F. & E. HAJEK. 1976. Bioclimatología de Chile. Ediciones de la Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.
- GAJARDO, R. 1993. La vegetación natural de Chile, clasificación y distribución geográfica. Editorial Universitaria. Santiago, Chile.
- GIBSON, N. & J.B. KIRKPATRICK. 1985. A comparison of the cushion plant communities of New Zealand and Tasmania. *New Zealand J. Bot.* 23: 549-566.
- GOLD, W.G. & L.C. BLISS. 1995. Water limitations and plant community development in a polar desert. *Ecology* 76: 1558-1568.
- GREENLEE, J.T. & R. CALLAWAY. 1996. Abiotic stress and the relative importance of interference and facilitation in montane bunchgrass communities in western Montana. *Amer. Naturalist*. 148: 386-396.
- GRIGGS, R.F. 1956. Competition and succession on a Rocky Mountain boulderfield. *Ecology* 37: 8-20.
- HAGER, J. & A.M. FAGGI. 1990. Observaciones sobre distribución y microclima de cojines enanos de la isla de Creta y del noroeste de la Patagonia. *Parodiana* 6(1): 109-127.
- KANJI, G.K. 1993. 100 Statistical test. Sage publications, London.
- KÖRNER, C.H. & J.A.P.V. DEMORAES. 1979. Water potential and diffusion resistance in alpine cushion plants on clear summer days. *Oecol. Pl.* 14: 109-120.
- KÖRNER, C.H. & P. COCHRANE. 1983. Influence of plant physiognomy on leaf temperature on clear mid-summer days in the Snowy Mountains, south-eastern Australia. *Acta Oecologia, Oecol. Pl.* 4: 117-124.
- KÖRNER, C.H. & W. LARCHER. 1988. Plant life in cold climates. In: LONG, S.F. & F.I. WOODWARD (Eds.), *Plants and Temperature*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 25-57.
- KÖRNER, C.H. 1999. *Alpine Plant Life*. Springer, Berlin.
- KÖRNER, C.H. 2000. The Alpine life zone under global change. *Gayana Bot.* 57: 1-17.
- LOUGH, T.J., J.B. WILSON, A.F. MARK & A.C. EVANS. 1987. Succession in a New Zealand alpine cushion community: a markovian model. *Vegetatio* 71: 129-138.
- MOEN, J. 1993. Positive versus negative interactions in a high alpine block field: germination of *Oxyria digyna* seeds in a *Ranunculus glacialis* community. *Arctic Alpine Res.* 25: 201-206.
- MOONEY, H. & E. DUNN. 1979. Photosynthetic systems of mediterranean climate shrubs and trees of California and Chile. *Amer. Naturalist*. 104: 447-453.
- NOBEL, P. 1988. Principles underlying the prediction of temperature in plants, with special reference to desert succulents. In: Long, S.F. & F.I. Woodward (Eds.), *Plants and Temperature*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 1-23.
- PYSEK, P. & J. LYSKA. 1991. Colonization of *Sibbaldia tetrandra* cushions on alpine scree in the Palmiro-Alai mountains, Central Asia. *Arctic Alpine Res.* 23(3): 263-272.
- RUTHSATZ, B. 1978. Las plantas en cojín de los semidesiertos andinos del noroeste argentino. *Darwiniana* 21: 492-539.
- SANTIBÁÑEZ, F. & J.M. URIBE. 1990. Atlas Agroclimático de Chile. Regiones VIII y IX. Universidad de Chile, Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales.
- SCHULZE, E.D. 1982. Plant life forms and their carbon, water and nutrition relations. In: LANGE, O.L., P.S. NOBEL, C.B. OSMOND & H. ZIEGLER (Eds.), *Physiological Plant Ecology II*. *Encyclopedia of Plant Physiology* vol. 12B. Springer-Verlag, Berlin, pp 615-676.
- SVOBODA, J. & G.H.R. HENRY. 1987. Succession in marginal arctic environments. *Arctic Alpine Res.* 19: 373-384.
- WALKER, L.R. & S.T. CHAPIN III. 1986. Physiological control over seedling growth in primary succession on an alaskan floodplain. *Ecology* 67: 1508-1523.